Écologie, t. 28 (1) 1997 : 85-89

TRIBUNE

LA PROTECTION DES SYSTÈMES FORESTIERS DE LEURS ESPÈCES STRUCTURANTES AUX PROCESSUS HÉTÉROTROPHES

Jean ANDRÉ

Dynamique des Écosystèmes d'Altitude CISM, Université de Savoie, 73 376 Le Bourget-du-Lac CEDEX.

LA PROTECTION DES SYSTÈMES

La protection des espèces passe par celle des milieux où elles vivent. S'agit-il des systèmes, il est surtout nécessaire de protéger *les éléments structurants* et *les processus hétérotrophes* même s'ils sont en apparence banals, car ce sont eux qui induisent les milieux dans lesquels des espèces compagnes pourront s'installer : pour protéger ces dernières il est donc nécessaire de protéger les premiers.

Si les éléments structurants "organisent" le système, les autres (décomposeurs) le "désorganisent", induisant des fonctionnements différents et une relance de la dynamique, la régénération, qui assure la perpétuation du système.

LES ÉLÉMENTS STRUCTURANTS

Les éléments structurants sont des espèces végétales (WATT, 1947). Plus que des "dominantes" par opposition aux "subordonnées" (GRIME, 1987), ces espèces participent de façon déterminante à la fondation de systèmes spécifiques où s'installent des populations inféodées[1].

Mais au sein du système s'établissant, des espèces animales peuvent structurer et faire évoluer des compartiments de façon spécifique (BOUCHÉ, 1971 ; JEANSON, 1981 ; KRETZSCHMAR, 1987 ; TOUTAIN, 1981 ; WAUTHY, 1982). C'est le cas des vers anéciques qui relancent la dynamique des humus et qui induisent à partir d'un moder

[1] On appellera plante fondatrice une espèce végétale qui induit un système biologique spécifique caractérisé notamment par l'humus engendré, son mode de nutrition (type de mycorhization) et l'importance des molécules organiques issues de ces espèces et intervenant dans l'élaboration de l'humus et dans la "stabilité" du système - sa résistance à la substitution (écomones) : épicéa - forêt - moder - ectomycorhizes ; callune - lande - mor- mycorhizes éricoïdes (READ, 1991 ; ROBINSON, 1971 ; ANDRÉ, 1996). L'humus apparaît donc à la fois comme spécifique d'un système et comme lieu d'expression des molécules organiques actives. Si le sol est à considérer comme *"the chief organizing center for ecosystem function"* (COLEMAN *et al.*, 1992), *"the dynamics of phenolics compounds are central to forest ecosystem functioning"* (SUGAI & SCHIMEL, 1993), notamment par le contrôle exercé sur la dynamique de l'azote (NORTHUP *et al.*, 1995).

un dysmull, substrat favorable à l'installation de l'épicéa donc au bouclage du cycle sylvigénétique par retour du même végétal structurant. (BERNIER, 1995). De plus, il faut que ces systèmes puissent se développer totalement et que les différentes phases d'évolution, dont les cortèges biologiques sont souvent spécifiques, puissent se réaliser.

LES PROCESSUS HÉTÉROTROPHES

Cette réflexion intéresse le cycle sylvigénétique. Les phases de ce cycle ont été décrites surtout du point de vue de la structure épigée des populations d'essences forestières (MAYER, 1976; OLDEMAN, 1990). Il apparaît aussi que les phases étudiées sont celles qui sont sous la dépendance de l'activité photosynthétique (axe autotrophique). Mais rien n'est dit au sujet de la phase d'écroulement sinon qu'après elle, en forêt de conifères notamment, le cycle peut recommencer grâce à l'installation alors possible de semis sur bois pourri (HARMON & FRANKLIN, 1989); phénomène lié, entre autres, à la mycorhization (FROIDEVAUX *et al.*, 1978; CHRISTY *et al.*, 1981). L'étude de cette phase, souvent descriptive, a surtout rapport aux biomasses engagées (HARMON *et al.*, 1986).

Or, il apparaît que cette dernière phase correspond au découplage important et brutal des processus hétérotrophes par rapport aux processus autotrophes. Ce n'est plus la photosynthèse qui est alors la clé du fonctionnement de l'unité considérée, mais les processus hétérotrophes qui en décomposent les produits.

À l'image du cycle biogéochimique, dont le bouclage est assuré par les décomposeurs qui libèrent ou minéralisent les éléments nutritifs (permettant leur réabsorption), cette phase "ferme" le cycle sylvigénétique et lui permet de recommencer.

On peut ainsi concevoir deux axes d'activités opposées et complémentaires : les processus autotrophes qui élaborent des nouveaux matériaux (organisation *stricto sensu*) et les processus hétérotrophes qui dégradent la matière organique ainsi accumulée (désorganisation *stricto sensu*)[2]. En fait les deux processus sont imbriqués et c'est l'évolution du rapport photosynthèse/décomposition au cours de l'évolution du système qu'il faut considérer.

Ce phénomène apparaîtrait essentiellement à l'étage subalpin, où la rigueur du climat ne permet plus la coexistence dans le temps des processus autotrophes et hétérotrophes. Le ralentissement de l'activité biologique affecte plus les processus de décomposition que l'activité photosynthétique des végétaux, au moins tant que le phénomène de photo-inhibition ne devient pas prépondérant.

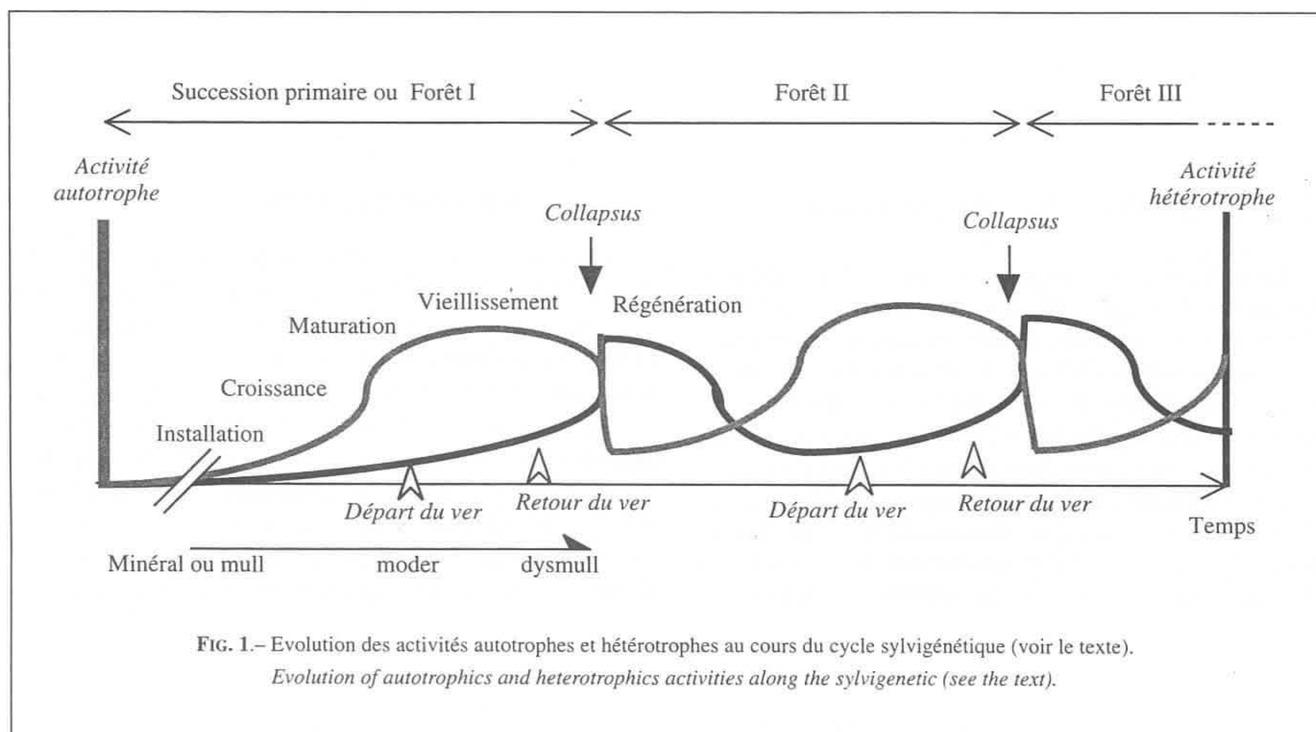


FIG. 1.– Evolution des activités autotrophes et hétérotrophes au cours du cycle sylvigénétique (voir le texte).
Evolution of autotrophics and heterotrophics activities along the sylvigenetic (see the text).

[2] Il faut souligner ici l'importance des populations fongiques qui se partagent ici des rôles complémentaires : alors que les mycorhiziens participent activement à la construction, les décomposeurs contribuent essentiellement à la désorganisation. Les champignons à la double capacité ont une position complexe illustrée par les résupinés ou les champignons des stades tardifs de l'évolution forestière (FROIDEVAUX *et al.*, 1978; DIGHTON & MASON, 1985).

LE CAS DE LA PESSIÈRE SUBALPINE À MYRTILLE

LA PHASE HÉTÉROTROPHE DU CYCLE SYLVIGÉNÉTIQUE

Le fonctionnement (les cycles biogéochimiques) a souvent pour objet d'étude un système adulte ou optimum (VOGT *et al.*, 1986). Mais ses modifications au cours de l'évolution des systèmes conduit à considérer l'importance relative des axes du métabolisme. Pour ce qui est de la pessière à myrtille, en phase d'aggradation (anabolisme dominant), le système photosynthétise très fortement et sollicite le milieu nutritionnel (sol, substrat d'implantation) ; ceci peut se faire au détriment des décomposeurs (faune - flore) qui peuvent disparaître (comme les vers anéciques ; BERNIER, 1995). Par la suite le système (qui tend à l'autonomie nutritionnelle), prend moins au sol et la part de l'hétérotrophie (catabolisme) augmente ; on constate alors le retour des vers de terre (BERNIER, 1995). Il y a changement brutal du rapport autotrophie / hétérotrophie lors de l'écroulement : le bilan net est alors en faveur des seuls processus hétérotrophes, *c'est ce que nous appelons la **phase hétérotrophe*** (FIG. 1). Il est clair qu'il ne s'agit ici que d'une idée, soulignée par PONGE *et al.* (soumis), et qu'il reste à creuser. En pessière à myrtille le phénomène est important (PONGE *et al.*, 1994).

PROCESSUS HÉTÉROTROPHES ET RÉGÉNÉRATION

La régénération, *pro parte* sous dépendance biologique (ANDRÉ, 1994), n'a lieu que sur sols minéraux (bords de routes forestières, sole de chablis, activités de sangliers), sur humus actifs (mull ou dysmull) ou sur bois pourri. Il est important de considérer ces substrats favorables qui sont la première cause de la succession (PICKETT *et al.*, 1987)

Quel est le lien entre ces milieux très différents voire en apparence opposés ? les uns sont minéraux, les autres fortement organiques, d'autres enfin sont liés à une grande activité biologique. Ce lien pourrait être la "minéralité" :

Celle-ci est évidente dans le cas de milieux neufs. Soulignons l'activité du sanglier, arrivé récemment en montagne, qui laboure les horizons superficiels avec activation de la minéralisation de la matière organique du sol (ROVIRA & GREACEN, 1957 *in* DOMMERGUES & MANGENOT, 1970) ou remise en surface des horizons minéraux. On trouve une minéralisation active en humus mull.

Les deux autres milieux favorables fortement organiques sont en fait en cours de décomposition : le dysmull avec le retour du ver anécique (BERNIER, 1995) et la masse ligneuse par diverses populations spécifiques (MASER & TRAPPE, 1984), c'est-à-dire en cours de minéralisation.

À l'inverse, ce n'est pas le cas des moder ou mor qui "stockent" du matériel organique sans décomposition active.

Enfin, notons d'autres situations induisent aussi une forte activité biologique du sol : les coupes et ouvertures, depuis longtemps réputées comme favorables à la régénération (LORENTZ, 1837 ; FOURCHY, 1953), ont entre autres pour conséquence l'accélération de la dégradation de la matière organique du sol (MERZOUKI et LOSSAINT, 1990 ; HILGER, 1963 *in* DOMMERGUES et MANGENOT, 1970). Ces ouvertures contribuent donc à modifier le substrat édaphique dans le sens de la minéralisation, cependant l'apparition d'une végétation acidifiante (Éricacées) peut inverser ce processus (LÅG, 1959 ; EMMER, 1995). La relance de l'activité biologique est aussi le fait de plantes "améliorantes" comme les feuillus (MILES, 1985).

Les nouvelles installations de semis n'ont pas lieu pendant les phases de construction (dysmoder ou moder) ou sur humus peu actif comme le mor (sous myrtillaie) : *tout se passe comme si l'installation des semis était liée à la "désorganisation" ou du moins à une activité qui va dans le sens opposé à l'accumulation de matière organique.*

GESTION, PROTECTION ET DIVERSITÉ

L'étude de la phase hétérotrophe et des processus qui lui sont liés, n'a été réalisée, à ma connaissance, que par BERNIER (1995) qui aborde l'évolution des humus lors du vieillissement des éco-unités forestières, avec retour d'un acteur clé, le ver anécique, préparant la future réorganisation du système (régénération)[3].

Outre la diversité (richesse en espèces et processus nouveaux) qu'apportent les perturbations (DI CASTRI & YOUNES, 1990) et le bois pourri (MASER & TRAPPE, 1984), la phase d'écroulement permet au cycle sylvigénétique de se développer complètement. La gestion, qui retire les arbres morts ou qui court-circuite le cycle sylvigénétique en prélevant les arbres avant l'évolution complète des humus, ne répond pas aux exigences de la dynamique forestière en pessière à myrtille tout au moins : une gestion écologique se doit de laisser se développer le cycle dans sa totalité. Le dysmull (sous vieux arbres) et le bois pourri au sol restent les seuls lieux d'installation de nouveaux semis lorsque les plages à mull ont évolué sous l'effet de la végétation en moder (sous épicéa adulte) ou en mor (sous myrtille). L'existence de petites unités écologiques asynchrones évite que

[3] L'excellente synthèse de SWIFT *et al.* (1979) souligne l'importance de la décomposition dans le fonctionnement des systèmes mais pas dans leur dynamique.

de grandes surfaces soient menacées d'écroulement comme c'est le cas actuellement, résultat d'une sylviculture homogène et simplificatrice (ne s'adressant trop souvent qu'au peuplement arborescent, et non à l'écosystème forestier), sur de trop grandes parcelles (2 à 400 fois trop importantes en montagne).

Le concept *de diversité des processus* a bien sa place aux côtés des différents types de biodiversité; il pourrait correspondre *pro parte* à la diversité de "situations" créées par ces processus biologiques engendrant une mosaïque riche d'enseignement (WHITTAKER & LEVIN, 1977 ; CANCELA DA FONSECA, 1991 ; GILLET & GALLANDAT, 1996; VAN DER MAAREL, 1996).

Une gestion conservatoire ne devrait-elle pas tenir compte de cette évolution hétérogène? Plus qu'une espèce ou un milieu, c'est une dynamique qu'il faudrait considérer. Ainsi, pour protéger une forêt patrimoniale et assurer son renouvellement, il faut que l'espace concerné comprenne la totalité des phases du cycle sylvigénétique (RAMEAU, 1987) : n'est ce pas là l'image d'une futaie irrégulière, présentant une mosaïque de phases, intégrant les perturbations, que l'on peut trouver chez les forêts non exploitées (MAYER, 1976)? Une gestion écologique ne pourrait-elle pas consister à conserver, lorsqu'elles apparaissent, les phases artificiellement manquantes et notamment la phase d'écroulement, permettant la création d'écounités nouvelles? Que faut-il faire si on se trouve en présence d'une forêt d'intérêt certain mais qui ne présente pas l'ensemble des phases sylvigénétiques?

La protection ne concerne pas uniquement l'espèce rare et son milieu. Pour protéger les systèmes, il faut protéger les espèces clés qui les ont mis en place et maintenir en activité les processus impliqués dans leur dynamique de renouvellement. En conséquence le lombric par exemple, espèce non rare, doit être protégé en forêt subalpine à myrtille à cause des activités qu'il engendre et de leurs conséquences sur la dynamique forestière. Sa protection passe par un morcellement de l'écosystème forestier en une mosaïque de situations favorables et défavorables, permettant aux processus de recolonisation de se dérouler normalement.

Enfin, il serait intéressant que l'on puisse étudier plus en avant ces processus liés à l'hétérotrophie et à la dynamique. En termes de gestion, il est nécessaire, suite aux perturbations et au moins en ce qui concerne les forêts subalpines, de laisser des troncs au sol et, le cas échéant, de provoquer des chablis (ATTIWILL, 1994) lorsque la recolonisation de la lande par la forêt est jugée nécessaire.

REMERCIEMENTS

L'auteur remercie J-F. PONGE et Y. MAURISSEN pour leurs lectures critiques.

BIBLIOGRAPHIE

ANDRÉ, J., 1994.– La régénération de la pessière à myrtille : allélopathie, humus et mycorhization. *Acta bot. Gallica*, 141 (4) : 551-558.

ANDRÉ, J., 1996.– Fondation, stabilité, cohabitation et substitution en milieu subalpin : l'antagonisme forêt ¤ lande et les difficultés de régénération des pessières subalpines à myrtille. Colloque jubilaire de MM OZENDA et SOUCHIER. Grenoble (soumis à Écologie).

ATTIWILL, P.M., 1994.– The disturbance of forest ecosystems : the ecological basis for conservative management. *Forest Ecol. and Management*, 63 : 247-300.

BERNIER, N., 1995.– *Fonctionnement des humus et dynamique des forêts d'altitude*. Thèse Univ. de Savoie. 208 p.

BOUCHÉ, M. B., 1971.– Relations entre les stuctures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes, illustrées par le rôle pedobiologique des vers de terre. *In* : *La vie dans sols* présenté par P. PESSON. Gauthier-Villars, paris : 186-209.

CANCELA DA FONSECA, J.P., 1991.– Ecological diversity and global systems complexity : local or global approach? *Rev. Biol. Ecol. Sol*, 28 (1) : 51-66.

CHRISTY, E.J., SOLLINS, P. & TRAPPE, J.M., 1981.– First-year survival of Tsuga heterophylla without mycorrhizae and subsequent ectomycorrhizal development on decaying logs and mineral soil. *Can. J. Bot.*, 60 (9), 1601-1605.

COLEMAN, D.C., ODUM, E.P. & CROSSLEY, D.A. JR., 1992.– Soil Biology, soil ecology and global change. *Biol. Fertil soils*, 14 : 104-111.

DI CASTRI, F. & YOUNÈS, T., 1990.– Fonction de la diversité biologique au sein de l'écosystème. *Acta Ecologia*, 11 (3) : 429-444.

DIGHTON, J. & MASON, P. A., 1985.– Mycorrhizal dynamics during forest tree development. *In* : MOORE, D., CASSELTON, L.A., WOOD, D.A. & FRANKLAND, J.C. (eds), *Developmental biology of highter fungi*. Cambridge Univer. Press : 117-139.

DOMMERGUES, Y. & MANGENOT, F., 1970.– *Écologie microbienne du sol*. Masson, Paris. 796 p.

FOURCHY, P., 1953 - Travail du sol et régénération. *R.F.F.*, 5 : 328-340.

FROIDEVAUX, L., AMIET, R. & JACQUENOUD-STEINLIN, M., 1978.– Les Hymenomycètes résupinés mycorhiziques du bois pourri. *Bull. Suisse de Mycol.*, 56 (106) : 9-14.

GILLET, F. & GALLANDAT, J-D., 1996.– Integrated synusial phytosociology : some notes on a new, multiscalar approach to vegetation analysis. *J. Veg. Sc.*, 7 (1) : 13-18.

GRIME, J. P., 1987.– Dominant and subordonate components of plant communities : implications for succession, stability and diversity. *In* GRAY, A. J., CRAWLEY, M. J. & EDWARDS, P. J. (Eds) *: Colonisation, succession and stability*, Blackwell sci. pub., : 413-428.

HARMON, M.E. & FRANKLIN, J.F, 1989.– Tree seedlings on logs in Picea-Tsuga forests of Oregon and Washington. *Ecology*, 70 (1) : 48-59.

HARMON, M.E., FRANKLIN, J.F., SWANSON, F.J., SOLLINS, P., GREGORY, S.V., LATTIN, J.D., ANDERSON, N.H., CLINE, S.P., AUMEN, N.G., SEDELL, J.R., LIENKAEMER, G.W., CROMARCK, K. JR. & CUMMINS, K.W., 1986.– Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *In* : Mac FAYED & FORD (eds), *Advances in Ecological Research*. Academic Press, London : 133-302.

JEANSON, C., 1981.– Structuration du sol par la faune terricole. Incidences sur les concentrations organo-minérales. *In* :

Migrations organo-minérales dans les sols tempérés. Colloques internationaux du CNRS N° 303, Nancy, France, 24/IX-28/IX 1979. CNRS, Paris, 113-123.

KRETZSCHMAR, A., 1987.– Caractérisation microscopique de l'activité des lombriciens endogés. *In* FEDOROFF, N., BRESSON, L.M. & COURTY, M.A. (eds) : *Micromorphologie des sols. Soil micromorphology*, Actes de la VIIe Réunion Internationale de Micromorphologie des Sols, Paris, juillet 1985. Association Française pour l'Étude des Sols : 325-330.

LÅG, J., 1959.– Influence of forest stand and ground vegetation on soil formation. *Agrochimica*, 4 : 72-77.

LORENTZ, M., 1837.– Cours élementaire de culture des bois. Lib. Tech. GIBERT. Paris. 564 p.

MASER C. & TRAPPE J.M., 1984.– The seen and unseen world of the fallen tree. *USDA For. Serv., Gen. tech. Report PNW-164. Pac. NW For. and Range Exp. St.*: 42 p.

MAYER, H., 1976.– *Gebirgswaldbau. Schutzwaldpflege*, G. Fischer Verlag. Stuttgart : 435 p.

MERZOUKI, A. & LOSSAINT, P., 1990.– L'impact du déboisement sur le compartiment "matière organique" d'un sol rouge méditerranéen. *Bull. Ecol.*, 21 (2) : 83 - 88.

MILES, J., 1985.– The pedogenic effects of different species and vegetation types and implications of succession. *J. of Soil Science*, 36 : 571-584.

NORTHUP, R.R., YU, Z., DAHLGREN, R.A. & VOGT, K.A., 1995.– Polyphenol control nitrogen release from pine litter. *Nature*, 377 : 227-229.

OLDEMAN, R.A.A., 1990.– *Forests : Elements of Silvology.* Springer Verlag (Berlin) : 624 p.

PICKETT, S.T.A, COLINS, S.L. & ARMESTO, J.J., 1987.– A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio*, 69 : 109-114.

PONGE, J. F., ANDRÉ J., ZACKRISSON O., BERNIER N., NILSSON M-C. & GALLET C.– The regeneration puzzle. Biological mecanisms in humus and ecosystem dynamics. Soumis à BioScience.

PONGE, J.F., ANDRÉ, J., BERNIER, N. & GALLET, C., 1994.– La régénération naturelle : connaissances actuelles. L'épicéa en forêt de Mâcot (Savoie). *R.F.F.*, 45 (1) : 25 - 45.

RAMEAU, J-C., 1987.– *Le réseau écologique forestier. Colloques phytosociologiques XV.* Phytosociologie et conservation de la nature : 19-33.

READ, D.J., 1991.– Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia*, 47, (5) : 376-391.

ROBINSON, R.K., 1971.– Importance of soil toxicity in relation to the stability of plant comunities. *In* : DUFFAY & WATT (eds), *The Scientific Management of Animal and Plant Communities.* Blackwell Scientific Publications, London : 105-113.

SUGAI, S.F. & SCHIMEL, J.P., 1993.– Decomposition and biomass incorporation of 14C-labelled glucose and phenolics in taiga forest floor : effect of substrate quality, succesional state, and season. *Soil Biol. Biochem.*, 25 (10) : 1379-1389.

SWIFT, M.J., HEAL, O.W. & ANDERSON, J.M., 1971.– *Decomposition in terretrial ecosystems.* Studies in Ecology volume V. Blackwell Scientific Publication, Oxford. 371 p.

TOUTAIN, F., 1981.– Les humus forestiers. Structures et mode de fonctionnement. *R.F.F.*, 33 (6) : 449-477.

VAN DER MAAREL, E., 1996.– Pattern and process in the plant community : fifty years after A. S. WATT. *J. Veg. Sc.*, 7 (1) : 19-28.

VOGT, K. A., GRIER, C.C. & VOGT, D.J., 1986.– Production, turnover and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forest. *In* : Mac FAYED & FORD (eds), *Advances in Ecological Research*, Academic Press. London : 303-375.

WATT, A. S, 1947.– Pattern and process in the plant community. *The J. of Ecology*, 35 : 1-22.

WAUTHY, C., 1982..– Revue critique des relations entre la faune, la matière organique et les microorganismes dans les horizons organiques forestiers. *Agronomie*, 2, (7) : 667-675.

WHITTAKER, R.H. & LEVIN, S.A., 1977.– The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theoretical population biology*, 12 : 117-139.